(Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn, Ichthyologische Abteilung)

Untersuchungen an Lungenfischen, insbesondere an afrikanischen Protopteriden

Von

K. H. LÜLING, Bonn

(Mit 11 Abbildungen)

I. Experimente zur Enzystierung von *Protopterus dolloi* (Pisces, Lepidosirenidae)

A. Einleitung

Seit den gründlichen Untersuchungen von Johnels und Svensson (1954) wissen wir eindeutig, daß *Protopterus annectens* (Owen) ganz vornehmlich ein Bewohner der Überschwemmungszonen und Sümpfe beiderseitig des Gambiaflusses [1]) ist. Er kommt nur gelegentlich im Gambia selbst vor.

Johnels und Svensson sagen: "*Protopterus* is normally not present in the river. It is, therefore, not quite correct to characterize *Protopterus* as 'a native of the river Gambia', as Owen did."

Für *Protopterus aethiopicus* Heckel geben Heuglin (1869) und Stuhlmann (1889) an, daß diese Art in Sümpfen und Morästen beiderseitig des oberen Nils lebe. Brien (1938) fing sowohl *P. annectens* als auch *P. aethiopicus* in austrocknenden Sümpfen bei Kamolondo (Kongobassin) und auch die ostafrikanische Spezies *Protopterus amphibius* (Peters) (Fundorte zwischen dem Rudolfsee und den Loriansümpfen; in den küstenahen Zonen der Flüsse Tana und Athi und im Delta des Zambesi, Trewavas, 1954) kommt in flachem, verkrautetem Wasser vor. Nur Beadle (1932) gibt an, daß er *Protopterus aethiopicus* im freien Wasser in einigen ostafrikanischen Seen beobachtete.

Curry-Lindahl (1956) weist in seinen ausgezeichneten und ausführlichen ökologischen Untersuchungen darauf hin, daß die *Aethiopicus*-Populationen der zentralafrikanischen Seen westlich des Großen Grabens sich nicht enzystieren, da deren Wohnorte eine bemerkenswerte Stabilität des Wasserspiegels im Vergleich mit den Seen anderer Teile Afrikas zeigen. Man kann aber annehmen, daß auch diese Individuen die Fähigkeit der Enzystierung als solche besitzen.

Aus der Gesamtheit der Angaben kann man folgern, daß auch *Protopterus aethiopicus* und *Protopterus amphibius* vornehmlich an Stellen vorkommen, die ziemlich regelmäßig trockenfallen, so daß die Überdauerung der wasserlosen Zeit im enzystierten Zustand eine ganz regelmäßige Erscheinung im Leben dieser Protopteriden — außer *P. aethiopicus* in den zentralafrikanischen Seen westlich des Großen Grabens — darstellt.

---

[1]) Dieses Flußsystem stellt eines der Hauptverbreitungsgebiete der Spezies *Protopterus annectens* dar. — Über die allgemeine geographische Verbreitung der vier afrikanischen Protopteriden siehe Poll (1954) und Lüling (1959).

Allein über *Protopterus dolloi* Boulenger ist hierüber nichts Endgültiges bekannt, oder richtiger gesagt, es fehlen uns wirklich eindeutige Belege für eine komplette Enzystierung von *P. dolloi,* falls diese Spezies einmal zufällig — auf jeden Fall aber nicht regemäßig (d. h. im Lebensrhythmus des Tieres vorgesehen) — durch mehr oder weniger, im allgemeinen nicht ortsübliche extreme Witterungsverhältnisse bedingt, von einem vollständigen Trockenfallen und Hartwerden des Bodens überrascht wird.

Nichols und Griscom (1917) schreiben "... and here it was said by natives (gemeint ist das westafrikanische Gebiet um Banana) that only those living in swamps which dried out completely are found buried in the dry mud, most of them remained active throughout the year." Einige Zeilen tiefer erwähnen diese beiden Autoren noch mal: "None were seen on the Uele or Ituri [2]) though natives spoke of their presence and described their habit of eastivating."

Die Angaben von Eingeborenen können letzthin und strenggenommen nur den Wert von Vermutungen haben, zumal auch an einigen Stellen im unteren und mittleren Kongo und seinem Einzugsgebiet *Protopterus aethiopicus* vorkommt und man nicht weiß, ob diese Spezies gemeint ist, wenn auf der Suche nach *P. dolloi* von den Eingeborenen ganz allgemein von enzystierten Lungenfischen erzählt wird.

Von einem Belegexemplar eines komplett enzystierten *P. dolloi* ist mir jedenfalls nichts bekannt! Es steht nur fest, daß auch *P. dolloi* in sumpfigem Wasser lebt [3]).

Blanc, D'Aubenton und Plessis (1956) betonen sogar ausdrücklich: «*Protopterus dolloi* qui vit dans une région où il dispose d'eau en quantité suffisante toute l'année, ne s'enkyste jamais!» Poll (1954) sagt: «... et quant à la 4e (gemeint ist *P. dolloi)* les conditions de son habitat (grande forêt) n'obligent l'animal a y avoir recours.»

Brien, Poll und Bouillon schreiben für den Stanley Pool am Kongo: «Au début de la saisons sèche, le *Protopterus dolloi* s'enfonce dans la boue comme le font tous les Protoptères menacés par la sécheresse. Mais il ne forme pas de cocon; les condition physiques que présentent les marais au Stanley-Pool, excluent d'alleurs un tel comportement. Au lieu de tomber en léthargie, *Protopterus dolloi* entre en phase sexuelle.»

Es lag mir daher daran, auf experimentellem Wege zu prüfen, ob auch *Protopterus dolloi* die Fähigkeit der Enzystierung mit Bestimmtheit besitzt, falls er sie wirklich einmal brauchen würde; oder ob er, wie Brien, Poll und Bouillon sagen, z. B nur ganz kurzfristig in feuchtem Schlamm lebensfähig ist, wie es eine Reihe anderer Fische auch sind, oder ob er z. B. über eine ganze Trockenperiode hinweg aushält und sich dabei einrollt und von einer Hülle umgeben ist usw. Ich messe dieser Frage besondere Bedeutung bei, auf die ich im Schlußkapitel dieser Arbeit noch zu sprechen komme.

Seit Beginn der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ist vornehmlich *Protopterus annectens* — dann auch in geringerem Umfang *Protopterus aethiopicus* — in enzystiertem Zustand zu wissenschaftlichen Zwecken immer wieder gesammelt worden. Die Kokons wurden von Afrika nach Übersee an Institute und zoologische Sammlungen verschickt, derart daß insbesondere morphologisch-anatomische Untersuchungen möglich waren, nachdem man die Tiere in Aquarien aus ihren Zysten befreit hatte.

Auch Enzystierungsexperimente wurden bei in Aquarien gehaltenen Tieren verschiedentlich versucht. Hier ist in erster Linie die Veröffentlichung von Blanc, D'Aubenton und Plessis über die geglückte experimentelle Enzystierung von *Protopterus annectens* zu nennen. Ganz neuerdings scheint es in ziemlichem Umfang gelungen zu sein, diese Spezies sich in Gefangenschaft enzystieren zu lassen.

---

[2]) Rechter Nebenfluß des in den mittleren Kongo einmündenden Ubangi.

[3]) Er ist nach Poll (1954) «le Protoptère des marais de la Ngiri dans la cuvette marécageuse congolaise».

Was nun in diesem Punkte *Protopterus aethiopicus* anbelangt, so schrieb Greenwood noch 1955: "Some attemps to induce aestivation in laboratory-kept fishes have failed." Diese Bemerkung trifft jedoch nicht zu (siehe auch Pitman, 1956), dann gegen Ende der zwanziger und Anfang der dreißiger Jahre unseres Jahrhunderts hatte H. W. Smith für physiologische Untersuchungen mehrere *P. aethiopicus* sich in Gefangenschaft enzystieren lassen. Er deckte sehr sorgfältig die physiologischen Gegebenheiten dieser Tiere in ihrem Trockenschlaf auf [4]), wohingegen die Schilderung der Art und Weise, wie *P. aethiopicus* sich eingräbt und in die Bewegungslosigkeit verfällt, dabei etwas kurz kommt. Dieser Punkt ist von ihm und Coates (1937) — allerdings ohne Beifügung von Abbildungen — für *P. annectens* etwas ausführlicher in der Einleitung zu ihrer Arbeit über die Haut des Lungenfisches dargestellt worden.

Ich wählte daher bewußt als Parallelobjekt für meinen *Dolloi*-Enzystierungsversuch nicht den bisher vornehmlich in dieser Hinsicht herangezogenen *Protopterus annectus*, sondern *P. aethiopicus*.

Ich habe meinen Ausführungen vom Enzystierungsablauf eine Reihe von detaillierten Abbildungen beigegeben, da das Bild- und Anschauungsmaterial von enzystierten Protopteriden, insbesondere von *Protopterus aethiopicus*, bisher nicht sehr reichhaltig und instruktiv ist. So vollständig wir heute vor allem durch die Untersuchungen von Homer W. Smith über die physiologischen Verhältnisse der Protopteriden im enzystierten Zustand unterrichtet sind, so mager ist, wie weiter oben schon angedeutet, unser Anschauungsmaterial, welches die Spezies in ihren Kokons mit dem Luftkanal im erhärteten Schlammbrocken zeigt. Meine Untersuchungen sollen durch die Wiedergabe einer Serie von Abbildungen auch da eine Lücke schließen.

B. Objekte und Versuchsanordnung

Um zu prüfen, ob überhaupt eine Enzystierung der Spezies *Protopterus dolloi* auf experimentellem Wege in der Enge eines mit einer hohen Schlammlage ausgestatteten Aquariums zu realisieren sei, wurde mit einem heranwachsenden *P. dolloi* ein kurzfristiger Vorversuch in feuchtem Schlamm — aber natürlich ohne jegliche freie Wasserstellen an den tiefsten Stellen der Schlammlage — vorgenommen. Es zeigte sich, daß nach dem Abziehen des freien Wassers über dem Schlamm der betreffende *Protopterus* im Schlamm verschwand, sich dort einrollte, und daß das Tier anschließend nach 22 Tagen, aus dem Schlamm befreit, zu neuer voller Aktivität in freiem Wasser zurückgebracht werden konnte.

Erst nach diesem, in positive Richtung deutenden Vorversuch wurde der Hauptversuch mit einem neuen, ebenfalls heranwachsenden *P. dolloi*, aber über eine sehr lange Enzystierungszeit hinweg und in jetzt völlig austrocknendem und ausgetrocknetem Schlamm vorgenommen, indem gleichzeitig unter denselben zeitlichen und räumlichen Bedingungen ein Enzystierungsversuch mit einem ebenfalls heranwachsenden *Protopterus aethiopicus* als Parallelversuch angestellt wurde.

Es wurden also von mir insgesamt 3 Einzelversuche der Enzystierung in die Wege geleitet, beobachtet und ausgewertet.

Der Vorversuch dauerte, wie gesagt, 22 Tage; der Haupt- und Parallelversuch jedoch (von dem Entfernen des letzten freien Wassers aus dem Schlammbecken bis zum Hervorholen der beiden Kokons aus dem trockenen Schlamm) 163 Tage, d. h. fast ein halbes Jahr.

Für den Vorversuch stand mir ein *P. dolloi* von 33,5 cm Länge zur Verfügung. Dieses Tier, das ich als kleines postlarvales Individuum von nur wenigen Zentimeter Länge aus Stanley Pool aus dem Kongogebiet erhielt und welches bei mir im Aquarium zu der angegebenen Größe herangewachsen war, wog bei Versuchsbeginn 112 g und 80 mg.

---

[4]) Smiths Arbeit ist ausführlich referiert worden von M. Leiner, 1940, in „Die Physiologie der Fischatmung" (Akad. Verlagsges. Leipzig) und in „Bronnes Klassen und Ordnungen des Tierreichs", 6. Bd., I. Abt., 2. Buch, 1. Teil (Akad. Verlagsges. Leipzig).

Für den Hauptversuch benutzte ich einen noch kleineren *P. dolloi* von nur 20,4 cm Länge und einem Gewicht von 25 g und 590 mg. Ich wollte für diesen Hauptversuch nicht dasselbe Tier aus dem Vorversuch verwenden, da ein sich gleich anschließender zweiter Versuch der Enzystierung sicherlich nicht dem natürlichen Lebensrhythmus der Lungenfische entspricht. Ich war daher genötigt — da ich zu dieser Zeit aus eigenem Bestand keinen weiteren *P. dolloi* besaß —, auf das nur stark 25 g schwere Tier zurückzugreifen, das ich vom postlarvalen Stadium her nicht selbst aufgezogen hatte, sondern das im Zoologischen Garten der Stadt Köln aus Gründen der Raumknappheit über Monate hinweg sehr spärlich gefüttert worden war, um es im Wachstum zurückzuhalten. Dieses Individuum war daher von einer wenig kräftigen Konstitution.

Der *P. aethiopicus* des Parallelversuchs war dagegen ein kräftiges Tier mit gutem Freßbedürfnis in der Zeit vor dem Versuch. Er war 24,5 cm lang und 78 g und 880 mg schwer.

Bei allen drei Versuchen verwendete ich einen zähen, satten, grauschwarzen Schlamm, den ich aus einem großen Zementbecken der Gewächshäuser des Botanischen Gartens der Universität Bonn erhielt. Dieser Schlamm war ursprünglich schwere, etwas tonhaltige Gartenerde; er ist aber bereits über viele Jahre hinweg mit Wasser überspannt gewesen.

Bei dem Vorversuch benutzte ich den Schlamm ohne jede andere Beimengung; bei den beiden Hauptversuchen mischte ich jedoch ein Drittel Flußsand darunter, da ich glaubte, dadurch der Bildung der Trockenrisse beim Eintrocknen des Schlammes etwas entgegenwirken zu können. Es zeigte sich jedoch, daß bei diesem Mischungsverhältnis keine wesentliche Trockenrißmilderung erzielt werden konnte.

Die Trockenrißbildung, die ich anfänglich als mechanische Beanspruchung des Kokons für ziemlich nachteilig hielt, entspricht aber weitgehend den natürlichen Verhältnissen, da auch in den austrocknenden Überschwemmungszonen, in denen die Lungenfischkokons lagern, diese Trockenrisse sehr stark auftreten und unter Umständen tief in die Erde hineingehen. "The surface layer of the earth was very hard and showed irregular fissures of 2—5 dm in depth", sagen Johnels und Svensson (1954). In meinem Versuch war zum Beispiel der *Aethiopicus*-Kokon am Grunde des Schlammbeckens an mehreren Stellen von Trockenrissen regelrecht eingefaßt. Die zwar dünne, gegen direkte Berührung auch empfindliche, gegenüber dieser natürlichen Art der mechanischen Beanspruchung aber wohl recht widerstandsfähige Kokonhülle zeigte dennoch nirgends auch nur die Andeutung einer Faltung oder Zerknitterung oder gar die Andeutung eines Risses. Nach Wiedersheim (1887) besteht die Hauptaufgabe der Kokonhülle darin, „das Tier vor den mechanischen Insulten der während der Austrocknung immer mehr sich kontrahierenden Schlammassen zu schützen". Brien (1938) ist sogar der Meinung, daß eine poröse und vor allem von Trockenrissen durchsetzte Trockenschlammpartie, da sie der Luft einen guten Zutritt zum Atemkanal und zum Mundstück des Kokons gestattet, sehr zum Vorteil für die Überdauerung der Lungenfische im trockenen Milieu sei. Blanc, D'Auberton und Plessis (1956) haben diese Meinung deutlich illustrieren können, indem sie ihren experimentell gebildeten *Annectens*-Kokon vorsichtig aus dem erhärteten Schlamm herausnahmen und ihn ohne Schaden über 6 Monate hinweg mit der Kokonspitze, d. h. mit dem Mundstück, eben aus dem trockenen Substrat heraus in eine kleine Wanne mit lauwarmem Sand geben konnten (siehe die Fig. 2 auf Pl. II ihrer Veröffentlichung).

Bei allen Versuchen wurden Vollglasbecken (sog. Akkumulatorengläser) von 20×20 cm Grundfläche und einer Höhe von 40 bis 45 cm verwendet. In diese Vollglasbecken kam eine Schlammschicht von 25 bis 28 cm Höhe mit einer überstehenden Wassersäule von mehreren Zentimetern. Die so ausgestatteten Vollglasbecken wurden jeweils für die ganze Dauer des betreffenden Experiments in größere Gestellaquarien gegeben, deren Wassersäulen von außen her bis etwa 3 bis 4 cm unter den oberen Rand des betreffenden Schlammglases (Akkumulatorenglases) heranreichten. Das Wasser des Außenaquariums wurde durch einen automatischen Reglerheizer ständig auf 30° C gehalten; außerdem war alles gut

abgedeckt, so daß dadurch während der ganzen Enzystierungsdauer eine hohe, fast konstante Luftfeuchtigkeit von 93 bis 96% über dem Wasser und dem Schlamm vorhanden war.

Ich vermisse bei allen Autoren, die Gelegenheit hatten, in der freien Natur die Enzystierungszone der Lungenfische zu begehen, präzise Angaben über die Luftfeuchtigkeit an diesen Stellen. Sicherlich schwankt sie je nach den Wind- und Luftdruckverhältnissen und anderen labilen Faktoren außerordentlich stark innerhalb recht kurzer Zeitabstände, so daß die enzystierten Tiere wahrscheinlich sowohl an eine hohe wie auch an eine niedrige Luftfeuchtigkeit angepaßt zu sein scheinen. Blanc, D'Aubenton und Plessis (1956) haben, wie weiter oben bereits angegeben, ihren *Annectens*-Kokon in eine Sandwanne umgebettet und darin ein halbes Jahr stehenlassen. Es wird von ihnen nicht angegeben, ob sie irgendwelche Maßnahmen getroffen haben, um für eine umgebende hohe Luftfeuchtigkeit zu sorgen. Da in dieser Hinsicht nichts angegeben ist, wird man mit ziemlicher Sicherheit annehmen dürfen, daß die Luftfeuchtigkeit in diesem Falle im Gegenteil recht niedrig war (normale Luftfeuchtigkeit in der dortigen Gegend), während, wie gesagt, in meinem Fall bei dem in positive Richtung weisenden Vorversuch und dem restlos positiven *Aethiopicus*-Versuch die Luftfeuchtigkeit konstant und sehr hoch, d. h. der Sättigung immer stark genähert war. Diese beiden unter ganz gegensätzlichen Luftfeuchtigkeitsbedingungen mit positivem Resultat abgelaufenen Experimente deuten tatsächlich darauf hin, daß die Lungenfische unter beiden „Extremen" über lange Zeit hinweg gut zu existieren vermögen. Jener feine „Firnis", der in mattglänzender, etwas klebriger Konsistenz das ganze eingerollte Tier im Trockenschlaf umgibt und den zuerst Wiedersheim (1887) im Anatomischen Anzeiger, p. 710 unten, erwähnte, stellt in Gemeinschaft mit der dünnen, aber lückenlosen und einheitlichen Kokonhülle einen idealen Schutz gegenüber der Austrocknung dar.

Am Ende der Enzystierungszeit wurden die Akkumulatorengläser aus den Gestellaquarien herausgenommen, und es wurden die Wände dieser Schlammgläser durch Umlegen eines heißgemachten Drahtes stückweise abgesprengt. Zum Schluß dieses Kapitels möchte ich schon darauf hinweisen, daß die Grundfläche der Akkumulatorengläser für eine volle Ausstreckung aller drei Tiere auf der Schlammoberfläche zu eng war. Dennoch sind alle drei Tiere ohne weiteres nach Abzug des Wassers in den Schlamm eingedrungen und haben sich eingerollt. Das zeigt, daß die Lungenfische gegebenenfalls auch in einer sehr engbegrenzten Schlammsenke sich bereitwillig enzystieren.

C. Der Vorversuch

Der Vorversuch wurde am 23. Juli 1957 begonnnen, indem eine auf 30° C temperierte Wassersäule von 9 cm Höhe in das Schlammbecken geschüttet wurde. Nach dem Messen und Wiegen kam der betreffende *P. dolloi* in dieses Becken. — Es wurde nicht darauf Rücksicht genommen, ob der Lungenfisch vorher in seinem normalen Aufenthaltsbecken mehr oder weniger eifrige wühlende Reaktionen zeigte (Blanc, D'Aubenton und Blessis, 1956, haben bei *P. annectens* dagegen sehr darauf geachtet und Rücksicht genommen) oder ob die Jahreszeit in bezug auf die natürlichen Verhältnisse in der Heimat der Tiere geeignet war, denn es sollte besonders auch festgestellt werden, ob auch ohne diese beiden „Voraussetzungen" diese Lungenfischart zum Trockenschlaf willig in den Schlamm eindringen würde.

Während des ersten Experimenttages machte der *P. dolloi* tagsüber keinerlei Anstalten sich einzugraben (nach den Angaben verschiedener Autoren und auch nach meinen sehr umfangreichen Aquarienbeobach-

tungen sind die afrikanischen Protopteriden des nachts besonders aktiv); am anderen Morgen hatte er sich jedoch oberflächlich etwas eingegraben, aber nur ganz minimal, und zwar in mehr oder weniger horizontaler Lage. Es war dies mit größter Wahrscheinlichkeit jedoch noch nicht ein betontes, zielstrebiges Eingraben. Der Schlamm war oberflächlich so weich und homogen, daß das Tier ganz passiv schon ein wenig darin einsank.

Beim Herantreten und besonders beim Klopfen an das Becken zeigt er aber bereits eine typische Zurückziehreaktion, indem er sich dann weiter und tiefer oberflächlich in den Schlamm einkrümmt, derart, daß die Kopfspitze eben noch an der Wasser-Schlammgrenze sichtbar ist, und die Spitzen der Brustflossenfilamente dort gerade noch in das freie Wasser hineinragen.

Das Herausragen vornehmlich der sehr beweglichen Brustflossenfilamente aus einer bevorzugten Aufenthaltssenke (bzw. Röhre) im Schlamm werte ich als ein Bedürfnis dieses augenuntüchtigen Bodenfisches, die hervorragend auf Kontaktreize eingestellten Brustflossen im Wasserraum um der Wahrnehmung von Kontakt- und Turbulenzzentren willen frei pendeln zu lassen. Curry-Lindahl (1956) beobachtete bei *P. aethiopicus* in der freien Natur, daß die paarigen Brustflossen sich ständig unabhängig vom übrigen Körper frei bewegten, wenn der Fisch in Ruhe auf dem Gewässerboden lag. "If these sensitive organs come in contact with something hidden in the mud or a fish or some other animal of suitable size approaching from behind, the *Protopterus* quickly turns towards the prey and sucks in into the mouth." Ich werde hierauf in einer späteren Veröffentlichung noch genauer zu sprechen kommen.

Aus der Tatsache des Vorhandenseins dieses lebhaften Pendelns der Brustflossenfilamente aus dem Liegeplatz, d. h. der Schlammsenke heraus, kann man eventuell schließen, daß das Versuchsobjekt am ersten Experimenttage, als noch kein Wasser abgezogen war, noch nicht auf ein Eingehen in das zähweiche Bodensubstrat und der damit gegebenen Herabminderung der Bewegungs- und Lebensfunktionen eingestellt war.

Während des Liegens in der Schlammsenke streckte sich der Lungenfisch in der charakteristischen Weise zum Luftholen bis zum Wasserspiegel hoch, und zwar in einem Abstand von jeweils 25 Minuten bis einer dreiviertel Stunde (so auch in den folgenden Tagen). Das von den Schlammpartikelchen sehr stark getrübte, faulstoffreiche und hochtemperierte Wasser dürfte keine günstigen O_2-Verhältnisse aufweisen. Smith und Coates (1937) haben angegeben, daß *P. annectens* ganz kurz vor der Enzystierung einmal in der Stunde atmosphärische Luft einnimmt.

Am zweiten Experimenttag wurde der Wasserspiegel vorsichtig um 1 cm auf 8 cm abgezogen. Es wurde dann jeden Tag der Wasserspiegel um 1 cm gesenkt, bis er am 29. Juli auf 3 cm angelangt ist. Bei diesem niedrigen Wasserstand wurde das Schlammbecken nun unberührt 10 Tage lang bis zum 8. August stehengelassen.

Der Fisch hat sich seit dem 27. Juli, d. h. 4 Tage nach dem Experimentbeginn und bei einer reduzierten Wassersäule von 5 cm Höhe

deutlich tiefer in den Schlamm eingewühlt; er liegt aber immer noch in der oberen 6-cm-Schlammlage in gekrümmter, halbwegs horizontaler Stellung. Zum Luftholen kommt er mit dem Kopf und dem Vorderkörper bis zum Wasserspiegel hoch; manchmal zieht er sich beim Zurückgehen mit der Kopfspitze tiefer zurück. Dadurch hat sich rein passiv in dem zähen Schlamm eine rundliche Öffnung gebildet, die ziemlich erhalten bleibt. Es zeigt sich so der Beginn einer Schlammröhre und eines Eingangsloches an der Schlammoberfläche.

Dieses sich vorerst noch ganz in den oberen Schlammschichten abspielende Eingraben oder Einschlängeln ist die erste deutliche Reaktion des Tieres in Richtung auf das völlige Eindringen in den Schlammboden zur Enzystierung. Ich möchte annehmen, daß ein Empfinden des absinkenden Wasserspiegels um 1 cm in 24 Stunden Hand in Hand mit dem Vorhandensein eines zähen, geeigneten Schlammes diese Reaktion auslöste [5]).

Am 30. Juli wurde beobachtet, daß sich der Lungenfisch noch etwas tiefer als am 27. Juli in die obere Schlammschicht eingewühlt hat. An diesem Tage hat er sich im Schlamm ganz umgewendet. Etwa 4 cm neben dem alten Eingangsloch bildet sich durch das Hervor- und Hochkommen des *P. dolloi* zum Atmen der atmosphärischen Luft ein neues Eingangsloch. Hin und wieder ist im alten Loch die Schwanzspitze des Tieres zu sehen.

Am 8. August wird der Wasserspiegel auf 1 cm gesenkt. Der *P. dolloi* kommt jetzt nicht mehr mit dem Vorderkörper aus seiner, zu diesem Zeitpunkt wohl immer noch flachverlaufenden, d. h. mehr oder weniger horizontal weisenden Aufenthaltsröhre (die Richtung ist von außen nur andeutungsweise zu sehen) heraus; der niedrige Wasserstand von 1 cm läßt dem Fisch dazu auch keinen Raum mehr.

Zwei Tage später wird der Wasserspiegel auf etwa ½ cm abgesogen. Da die Schlammoberfläche nicht ganz eben ist, ist auf der linken, etwas höheren Seite schon kein freies Wasser mehr vorhanden. Der *Protopterus* liegt von jetzt ab ganz ruhig in seinem Schlammbett; nur in den weiter oben angegebenen Abständen reckt er — und zwar ganz ruhig und nicht irritiert — den Kopf zum Luftholen hoch. Man hat nicht den Eindruck, daß er durch das nur noch in ganz minimaler Menge vorhandene freie Wasser irgendwie beunruhigt ist.

---

[5]) Daß Fische der Überschwemmungs- und Gezeitenzonen auch in den engen Becken in der Gefangenschaft sehr wohl ein Empfinden für einen fallenden Wasserspiegel haben, sah ich bei *Periophthalmus barbatus* (Linnaeus). Diese Tiere wühlen mit den kräftigen Brustflossen eine tiefe Grube aus, um darin das wenige Wasser zusammenzuziehen, und zwar nur, wenn durch starke Verdunstung der Wasserspiegel sukzessiv fällt, ohne daß ergänzendes Wasser nachgereicht wird. (Lüling: „Ein interessanter Zug des Benehmens von *Periophthalmus barbatus* bei fallendem Wasserspiegel", Die Aqu.- u. Terr.-Zeitschr. [DATZ], 11. Jahrg., H. 6, 1958, p. 172-174.)

Nach weiteren 3 Tagen wird auch das letzte freie Wasser auf der Schlammoberfläche mit einer Pipette abgesogen, so daß nur noch etwas freies Wasser in dem Eingangsloch zu sehen ist. Hier sieht man den *Protopterus* ruhig liegen.

Am nächsten Tag wird des Morgens ganz vorsichtig auch das letzte Wasser aus dem Eingangsloch abgesogen, wobei sorgfältig vermieden wird, die dort sichtbare Schnauzenspitze des Lungenfisches mit der Pipette zu berühren. Das alte Eingangsloch ist durch feine Schlammpartikel inzwischen zugeschwemmt worden und in den Umrissen nur noch undeutlich zu sehen.

Der *Protopterus* zieht sich beim Absaugen der letzten feststellbaren Wasserspuren ganz zurück und kommt zu einem eventuellen Luftholen nicht mehr zum Vorschein. Ich habe den Eindruck, daß er jetzt erst den Schlamm nach unten hin soweit wie möglich durchstößt, wobei rein passiv in dem zähen Schlamm der erhalten bleibende Atemkanal stehenbleibt.

Durch die anfängliche, in mehr oder weniger horizontaler Richtung weisende Aufenthaltslage des Fisches in den oberen Schlammschichten bedingt, hat sich im Profil der Schlammoberfläche eine flache Senke gebildet, die das Eingangsloch als direkte Fortsetzung des Atemkanals nach innen einschließt. Nach Absaugen des letzten Wassers ist diese Senke als ehemaliger Liegeplatz des Tieres auf der feuchten Schlammoberfläche recht deutlich zu sehen.

Bei dem definitiven Eindringen des *P. dolloi* in den Schlamm wurde an der Oberfläche keine schwache Erhebung aufgeworfen, wie sie Johnels und Svensson (1954) beim Enzystierungsbeginn von *P. annectens* von über 15 cm Länge beobachtet haben. Auch brach der zähfeuchte Schlamm hier nicht in einigen schmallumigen Seitenspalten zum Atemkanal hin (wie es die beiden Autoren in Fig. 10 auf den unteren letzten 3 Zeichnungen wiedergeben) auseinander; es hatte sich hier vielmehr, wie gesagt, nur das fast runde Eingangsloch geweitet, im Durchmesser ungefähr der Dicke des Tieres entsprechend. Auch schien es mir, als wenn das Tier bei seinem Eindringen sich nicht durch den Schlamm hindurchgebissen hätte, sondern diesen, trotz seiner Zähigkeit, einfach durchstieß, wobei dann, wie ebenfalls bereits erwähnt, der Atemkanal, dank der Zähigkeit des Grundes, rein passiv stehenbleibt. Das entspricht nicht ganz dem Modus, wie ihn Johnels und Svensson (1954) für *P. annectens* angegeben haben: "The mud is forced into the mouth and emitted together with water through the gill openings. The surface layer of the ground is of low resistence and is more or less washed away by the activity of the animal, forming a cloud in the water. The digging in the underlying firm clay is more difficult. We have observed

that the lungfish, pushing its nose against the bottom by powerful swimming movements, bites in the ground, and it may be assumed that the biting and rapid wahing of the water co-operate in the work. The pieces of clay bitten off the ground are chewed in the mouth, mixed with water and emitted through the gill clefts".

Ich habe das Einnehmen von Bodenmaterial bei *P. dolloi* nur gesehen, als die Tiere zu anderer Zeit den Sand ihrer normalen Aufenthaltsbecken grubenförmig auswarfen und vielleicht auch durchschmeckten. Mehr oder weniger wolkig aus den Kiemenöffnungen ausgestoßene Bodenbestandteile, die aus den Kiemenöffnungen heraustraten, beobachtete ich dann auch. Und ich beobachtete diese aus den Kiemenöffnungen hervorquellenden Schlammwolken auch bei meinem Tier im Akkumulatorenglas, aber nur in den ersten zwei oder drei Experimenttagen.

Im Gegensatz zu diesen Angaben zeigte der *P. annectens* von Blanc, D'Aubenton und Plessis (1954) schon mehrere Tage vor dem ersten Wasserabsaugen eine deutlich gesteigerte Aktivität des Wühlens am Boden. Ja, diese Aktivität gab den genannten Autoren regelrecht die Veranlassung, die experimentelle Enzystierung zu versuchen. Diese Autoren geben auch an, daß das betreffende Tier, sonst immer hungrig, vor der Enzystierung die Futteraufnahme verweigerte, daß die Haut etwas durchsichtig wurde und daß sich seine Flossen rot verfärbten, während seine Schwanzflosse substantiell etwas schwand.

Diese drei Gegebenheiten beobachtete ich bei meinen *P. dolloi* nicht. Ich möchte sogar darüber hinaus hier schon mitteilen, daß ich bei meinem Tier — ich habe über viele Monate hinweg insgesamt vier *P. dolloi* vom kleinen postlarvalen Stadium ab gepflegt — niemals eine Zeit des deutlich reduzierten Freßbedürfnisses festgestellt habe [6]), wohl war das Freßbedürfnis als solches, und in gewissem Umfang damit auch die Wachstumsintensität, sehr verschieden bei den einzelnen Individuen, aber ein schlechtfressendes Exemplar war dann zu allen Jahreszeiten wenig gierig.

Was ein langsames, sich über mehrere Tage hinziehendes Absaugen des Wassers anbelangt, so wird das wahrscheinlich eine der wenigen obligatorischen Voraussetzungen sein müssen, die auch für die Art *P. dolloi* verbindlich sind, wenn eine experimentelle Überdauerung glücken soll. Ein sehr langsames Entfernen des Wassers dürfte ja auch den natürlichen Verhältnissen am meisten entsprechen.

Die experimentell hervorgerufene Enzystierung von *P. annectens* durch Blanc, D'Aubenton und Plessis (1954) hat hier vergleichsweise In-

---

[6]) Bei einem großen *P. annectens* stellte ich hingegen sehr wohl eine Periode des geringeren Freßbedürfnisses fest.

teresse. Das Einerden des Tieres ging in folgender Weise vor sich: Im Moment, in dem das Oberflächenwasser fast aufgesaugt war, sahen die drei Autoren das Tier wieder graben. Nach einigen Minuten erschien der Kopf wieder ein wenig weiter entfernt (!), um an der Oberfläche auszuatmen. Die äußerste Mundspitze blieb eine gewisse Zeit auf der Bodenebene; dann versenkte sich das Tier, so daß das noch verbliebene Wasser ablief. Der Fisch verschwand endgültig, während sich in der Nähe des Kamins = Atemkanals der Boden leicht hob und sich spaltete. Man sieht, daß hier doch einige, wenn auch nicht grundsätzliche Modifikationen zum Benehmen meines Tieres bestehen: erstens nach dem Absaugen des letzten Wassers das nochmalige Hochkommen des Protopterus an die Schlammoberfläche zu einem letzten Ein- und Ausatmen, und zweitens die Bildung eines flachen, sich spaltenden Hügels, nicht direkt über dem Atemkamin (siehe dazu Fig. 1—6, p. 847, in der Veröffentlichung dieser Autoren). Die Bildung des Hügels neben dem Atemloch und die Lage des Kokons nicht direkt als Fortsetzung des Atemkanals nach unten stehen auch im Gegensatz zu den Beobachtungen von *Johnels* und *Svensson.* Bei dem Exemplar von Blanc, D'Aubenton und Plessis muß man die englumigen Spalten in dem Hügel als direkte Atemkanälchen ansehen.

Am 5. September wird das Akkumulatorenglas aus dem Gestellaquarium herausgenommen. Der *P. dolloi* hat also nach seinem Verschwinden am 14. August 22 Tage im feuchten Schlamm bei 30 Grad C und einer Luftfeuchtigkeit von 93 bis 96% zugebracht.

Wie im vorigen Kapitel bereits erwähnt, wird nun durch Umlegen eines heißen Drahtes die Glaswand Stück um Stück vom Schlammkörper abgesprengt. Der feuchte Schlamm ist lückenlos verbacken; nur in den obersten Schlammschichten beginnt die Austrocknung sichtbar zu werden, indem sich dort die Schlammasse als Ganzes von den Glaswänden abgehoben hat (Volumverringerung) und sich Risse gebildet haben. Nirgendwo, auch nicht in der untersten Schicht, ist noch eine Spur Wasser.

Es werden Anstalten getroffen, den *P. dolloi* freizulegen, indem, immer tiefer gehend, Schlammlage um Schlammlage mit einem Messer abgetragen wird. Hand in Hand mit der Abtragung wird die genaue Lage und Gestalt des Atemkanales zeichnerisch festgelegt, und es werden in 3 verschiedenen Höhen die Verhältnisse auch photographisch festgehalten (Abb. 1). Zu dem Einzelphoto in Abbildung 1 links unten ist zu sagen, daß dieses gemacht wurde, indem der ganze restliche Schlammblock mitsamt dem bis zu diesem Augenblick unberührt gebliebenen Tier auf die Seite gelegt wurde, so daß eine Aufnahme auf die vordere ventrale Körperpartie möglich war. Ein weißes Papier wird zur besseren Abhebung des Tieres als Hintergrund eingeschoben.

Der Körper des Tieres ist noch prall und wie mit einem Lacküberzug von einem dünnen, mattglänzenden, zähen, ganz leicht klebrigen Firnis umgeben, der auch die fest am Körper anliegenden Brust- und Bauchflossenfilamente mitüberzieht. Eine Zystenhülle mit Mundstück ist aber hier im feuchten Schlamm nicht ausgebildet.

Bei vorsichtigem Freilegen des Tieres beobachte ich, wie das Tier plötzlich die von dem Firnis überzogene Maulspalte einmal öffnet und unter einem feinen Geräusch (als wenn ein winziger Ballon platzen würde) Luft einnimmt!

Höchstwahrscheinlich wurde diese Atembewegung an dem im übrigen noch völlig starren Tier durch eine schwache Erschütterung, hervorgerufen durch meine Manipulationen, ausgelöst. Aber sie ist dennoch höchst bemerkenswert bei einem Tier im Zustand der aufs äußerste herabgesetzten Lebensfunktionen.

Ähnliches hat bereits McDonnel (1859) bei *Protopterus annectens* beobachtet.

In der damals oft noch üblichen, etwas übertriebenen Ausdrucksweise heißt es: „Ich öffnete die Kiste und nahm das Segeltuch vorsichtig ab, da lag es in seinem Gehäuse, das mit einem Luftloch versehen war, wie der Kern in einer Nuß. Nun steckte ich einen Strohhalm durch das Luftloch in die Höhle, worauf das Thier einen so lauten kreischenden Ton (squeak) ausstieß, daß ich ganz erschrocken mit der Hand zurückfuhr, aus Furcht, es könnte mich beißen. So unmusikalisch dieser Ton übrigens auch war, so mußte ich doch dabei unwillkürlich an den alten Sirenengesang denken, so freute ich mich darüber, daß mein Thier lebte. Später überzeugte ich mich dann wiederholt, daß das Thier im Stande ist, willkürlich entschiedene Töne (distinct vocal sounds) hervorzubringen."

Blanc, D'Aubenton und Plessis (1956) fiel ebenfalls das Atemgeräusch bei ihrem enzystierten *Protopterus annectens* auf. Sie konnten dadurch prüfen, ob ihr Tier noch lebendig war. «De temps en temps, l'un de nous vérifait l'état du cocon et s'assurait que le Protoptère était toujours bien vivant à l'intérieur de celui-ci. Il suffisait pour cela de chatouiller le museau de l'animal; celui-ci expulsait alors de l'air avec un bruit très charactéristique.»

Wie schon erwähnt, sind die physiologischen Verhältnisse, inbesondere das Atembedürfnis und der Stoffwechselumsatz, bei enzystierten Lungenfischen gut untersucht; es wurde aber nicht mitgeteilt, ob im Trockenschlaf eine sich wiederholende Atembewegung ohne Auslösung durch äußere Erschütterungsreize beobachtet wurde. Durch Mundstück und Atemkanal steht der enzystierte *Protopterus* direkt mit der Außenluft in Verbindung. Die prompte und leichte Auslösung der Atembewegung durch geringste äußere Reize (z. B. ganz minimale Erschütterungen) läßt eine Atembewegung in diesem Zustand der ansonsten vollständigen Lethargie auch ohne Einwirkung äußerer Reize als tatsächlich vorhanden annehmen; möglicherweise ist sie dann sogar — wenn auch in sehr großen

Intervallen — obligatorisch. Weitere Beobachtungen an enzystierten Protopteriden sollten dieser wichtigen Frage Beachtung schenken.

Vorsichtig wird der eingeerdete *Protopterus dolloi* noch weiter freigelegt. Es ist nun deutlich zu sehen, daß er sich in jener typischen Stellung eingerollt hat, wie wir sie von vollständig enzystierten *Protopterus annectens* und *Protopterus aethiopicus* seit langem kennen (s. z. B. Blanc, D'Aubenton und Plessis, 1956, Fig. 6).

Es ist das eine Stellung, die zur Herabminderung der Austrocknungsgefahr der Umgebung die kleinste Oberfläche bietet (s. Abb. 1, links unten und Mitte unten). Der an seinem Biotop in den Morast eingedrungene *Protopterus dolloi* liegt also dort nicht (im Gegensatz zu der willkürlichen Lage anderer im Feuchten kurzfristig lebensfähiger Fische) völlig willkürlich im Schlamm, sondern vielmehr in einer nicht variablen, sehr zweckgünstigen Lage.

Das jetzt ohne besonderen Halt befindliche Tier kippt bald seitlich um, wobei sich auch die festeingerollte Lage ohne ein aktives Zutun des Tieres etwas auflockert.

Der *Protopterus dolloi* wird dann vorsichtig in eine flache Schale mit nur 1 cm hohem Wasser von 29^0 C gelegt.

Bereits nach einigen Minuten tritt eine matte Streckbewegung des Vorder- und Mittelkörpers auf, während die Schwanzpartie und die schlaff herabhängenden Flossenfilamente noch ohne Kraft und Bewegung sind. Der Rückenflossensaum (zur Schwanzspitze breiter werdend) ist rötlichgrauweiß verfärbt. Die Schwanzspitze ist besonders schlaff; man sieht deutlich, daß sie substantiell zu schrumpfen beginnt. Desgleichen sind die distalen Enden der Flossenfilamente leicht geschrumpft. Die Haut über der Gehirnpartie ist ganz schwach glasig, so daß undeutlich und verschwommen die dorsalen Gehirnkonturen durchschimmern. An einigen Stellen ist die Haut an den Körperseiten in mäßiger Ausdehnung etwas schmutziggrau verfärbt.

Nach knapp 6 Minuten in diesem 1 cm hohen Wasser tritt plötzlich eine mäßige Aktivität des Tieres auf, indem es sich ein paarmal langsam hin und her windet und dabei das äußerste Ende des Schwanzes (1½ cm) autotomiert. Gleichzeitig nimmt das Tier in kurzen Zeitabständen atmosphärische Luft ein, indem es mit der Maulspitze eben über dem flachen Wasser vier- bis fünfmal hintereinander in Zwischenräumen von nur 2 bis 3 Minuten das Maul öffnet und Luft einsaugt. (Dieser Modus ist anders als bei Tieren in normalem Zustand: Solche strecken nämlich das Maul über Wasser, nehmen bei geöffnetem Maul einmal tief Luft ein, sinken dann ein ganz klein wenig ab, strecken sich dann meist nochmal etwas hoch, indem sie dann nochmal ganz kurz eine geringe Portion Luft einsaugen.)

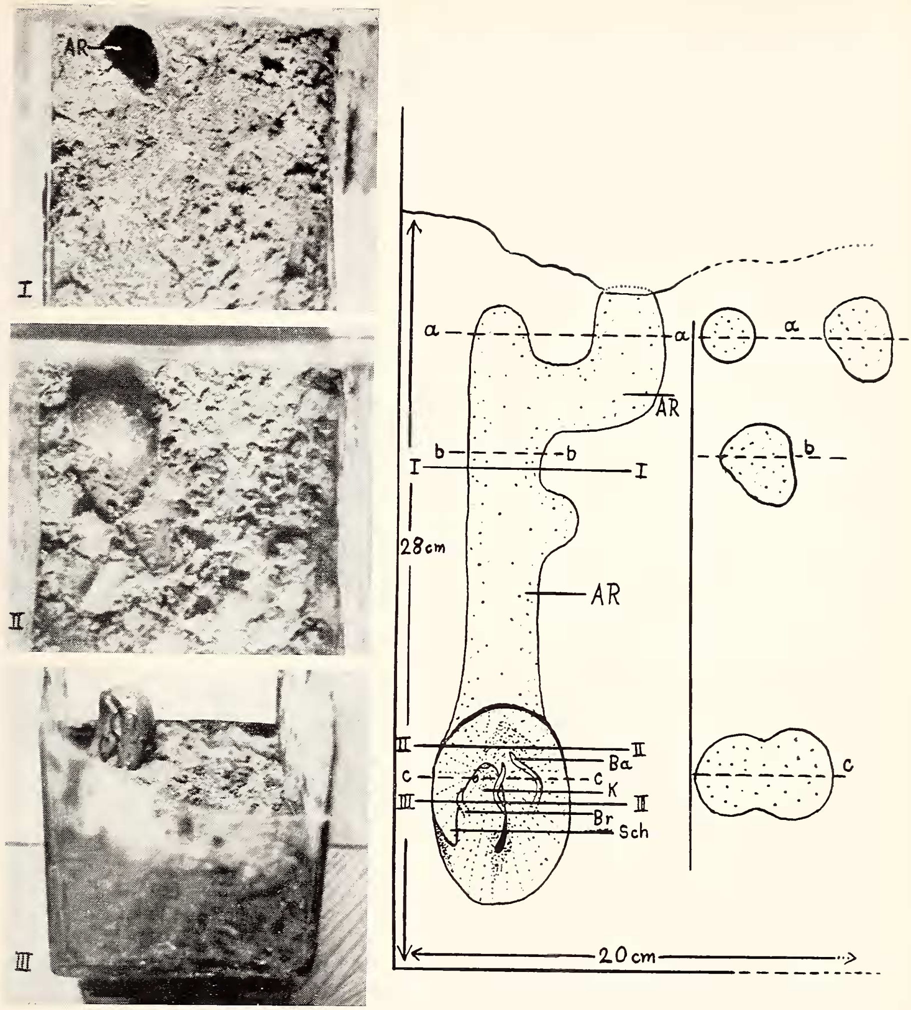


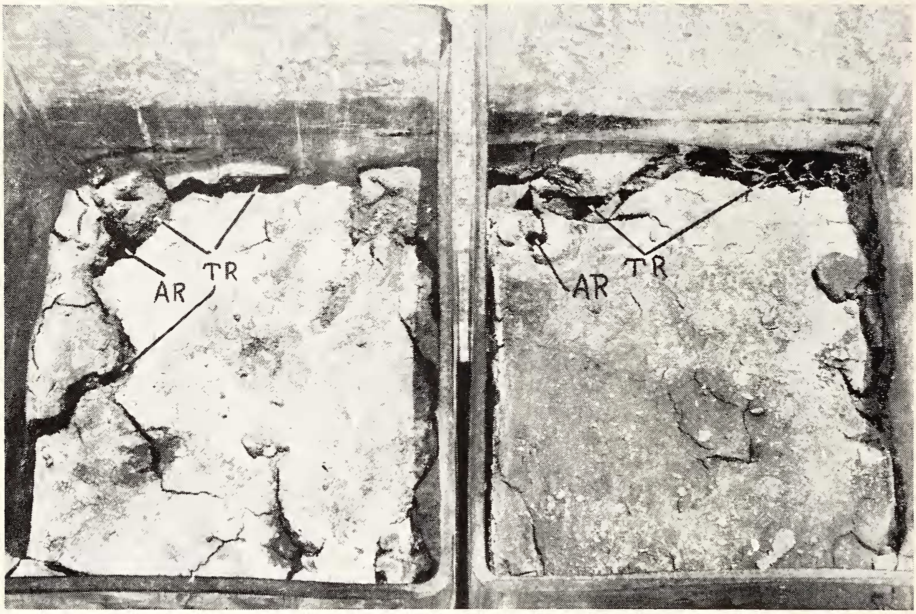
Abb. 1: Morphologische Einzelheiten des im feuchten Schlamm liegenden *Protopterus dolloi* am Ende des Vorversuches nach 22 Tagen.

Die Glaswand des Akkumulatorenglases, in dem der Vorversuch stattfand, ist bis auf den untersten Teil weggesprengt worden, ohne die eingeerdete Stellung des *P. dolloi* zu verändern. Eine Zystenhülle ist im feuchten Schlamm nicht ausgebildet. In der Mitte der Abbildung der Atemkanal (AR) im Längsschnitt und das eingeerdete Tier in seiner normalen Einrollstellung in einer oberflächengünstigen Form; K = Kopf des Tieres; Sch = Schwanz; Br = Brustflossenfilament; Ba = Bauchflossenfilament.

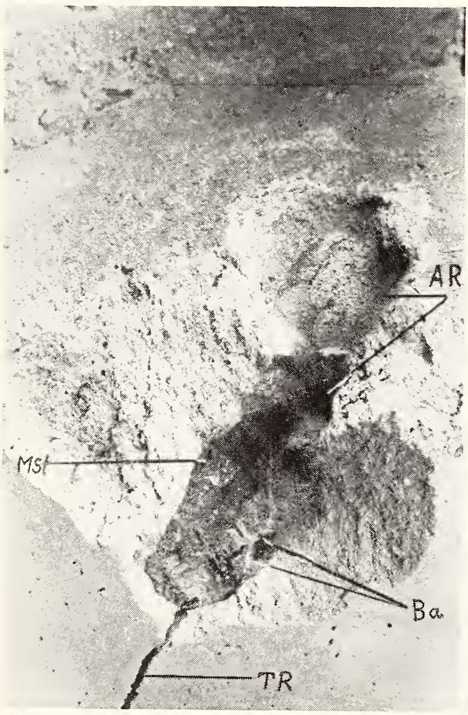
Rechts: a Querschnitt durch den Atemkanal auf der Höhe a—a in der Mitte der Abbildung; b Querschnitt durch den Atemkanal auf der Höhe b—b in der Mitte der Abbildung; c Querschnitt durch den Lungenfischkörper auf der Höhe c—c in der Mitte der Abbildung.

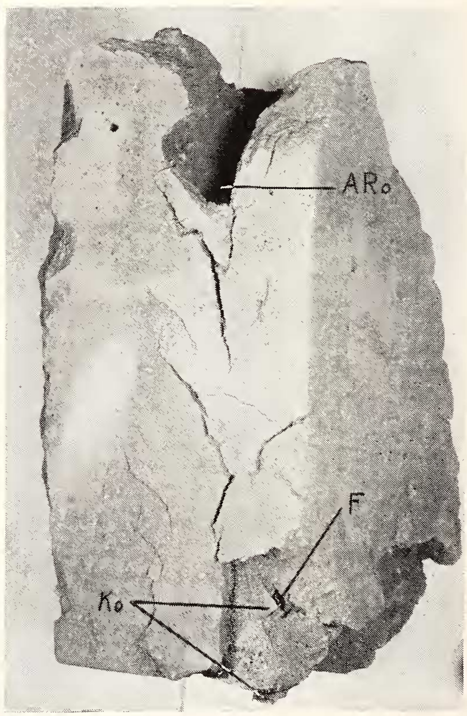
Links: I, II, III photographierter Beleg der Gegebenheiten auf den Höhen I—I, II—II und III—III in der Mitte der Abbildung. Ohne Hülle liegen die Brust- und Bauchflossenfilamente dem mattglänzenden, etwas klebrigen Fischkörper dicht an.

2



3





4

Dann verfällt das Tier aber wieder in einen schlappen, äußerst „bewegungsunlustigen" Zustand, wobei es sich nur ganz gelegentlich im Vorder- und Mittelkörper ganz träge bewegt. Aber der Fisch streckt in der Folgezeit alle 20 bis 30 Minuten den Kopf zum einmaligen Luftholen hoch.

Nach den ersten 6 Minuten in ganz flachem Wasser wird durch Zufall folgende hochinteressante Reaktion festgestellt: Gießt man einen Wasserstrahl von 28 bis 30^0 C (durch Aufspritzen mit einer Pipette oder Übergießen aus einem Glas) auf den Kopf oder Vorderkörper des zu zwei Dritteln im Wasser liegenden Tieres, so reagiert der Fisch sofort durch ein plötzliches Zucken, wobei er unter einem „hustenartigen Geräusch" das Maul aufschlägt. Es wird dann — wie es scheint — explosionsartig Luft aus dem Maul ausgestoßen.

Dieses ist die einzige schnelle und spontane Reaktion, deren das Tier in diesem Zustand fähig ist. Es wurde ermittelt, daß die Reaktion in kurzen Zeiträumen beliebig oft wiederholt werden konnte. Das Aufgießen eines Wasserstrahles auf den Mittel- und Hinterkörper erzeugt aber keine Reaktion. Ich war von dieser unerwarteten Reaktion des Tieres so überrascht, daß ich sie meinem Kollegen, Herrn Prof. Dr. G. Niethammer, zeigte. Die eigenartige Reaktion kann bis zu 5 bis 6 Stunden nach der Befreiung aus dem Schlamm beobachtet werden; dann läßt sie endgültig nach.

Dieser erstmalig hier festgestellten Reaktion, die bei nur zu zwei Dritteln im Wasser liegenden, vorher aber nicht enzystiert gewesenen Exemplaren niemals beobachtet werden kann, messe ich eine besondere Bedeutung zu: Ich werte das so deutlich wahrnehmbare und energische Zucken als Befreiungsbewegungen aus der Zystenhülle, wenn draußen in der Natur nach Be-

---

◀

Abb. 2: Relief der Schlammoberfläche in den Akkumulatorengläsern zum Hauptversuch über die experimentelle Enzystierung von *Protopterus dolloi* und *Protopterus aethiopicus* nach der restlosen Austrocknung des Schlammes 163 Tage nach der Einerdung der Lungenfische.
R e c h t s das Glas, in welchem *P. dolloi* verschwunden ist; l i n k s das Glas, in welchem *P. aethiopicus* verschwunden ist.
AR = Eingangsloch zum Atemkanal; TR = Trockenrisse.
Abb. 3: *Protopterus dolloi* enzystiert im trockenen Schlamm am Ende des Hauptversuches nach 163 Tagen, nachdem periphere Teile des verbackenen Schlammklumpens abgesprengt wurden.
AR = Teile des Atemkanals; Ba = Bauchflossenfilamente auf der etwas geschrumpften Zystenmembran schwach konturiert; MSt = Mundstück der Zyste; TR = Trockenrisse.
Abb. 4: *Protopterus aethiopicus* enzystiert im trockenen Schlamm am Ende des Hauptversuches nach 163 Tagen, nachdem periphere Teile des Schlammklumpens abgesprengt wurden.
Der obere Teil des Atemkanals (ARo) und die in der Tiefe liegende Zyste (Ko; an diesen Stellen durch das gewaltsame Entfernen der umgebenden Schlammteile etwas zerrissen) mit dem Tier im Inneren sind sichtbar; F = willkürlich angelegtes Fensterchen in der Zystenhülle; der mattglänzende Überzug (Firnis) unmittelbar auf dem Tier tritt hier zutage (vgl. auch Abb. 7).

endigung der Trockenzeit das erste in den Schlamm einsickernde Wasser einen ersten Reiz und eine Einengung auf das eingeerdete Tier ausübt.

Nach 6 Stunden wird das Wasser so weit erhöht, daß der Fisch allseitig von Wasser umgeben ist. Die Schale wird aber etwas gekippt, so daß das Tier auch wahlweise eine flachere Stelle erreichen kann.

Nach 20 Minuten wird der Wasserstand in der Schale nochmals erhöht. Der Fisch ist insgesamt immer noch recht schlapp; zeigt spärliche, langsame und etwas taumelige Bewegungen, reckt aber zu gelegentlichem Luftholen den Kopf in großen Zeitabständen über Wasser. Auch sind die vorher etwas schmutzigweißgrauen Körperpartien schon wieder fast blauschwarz pigmentiert, und die distalen Enden der Brustflossenfilamente sind bereits wieder prall, und im Schwanz ist schon wieder Leben, indem dieser Teil hin und wieder schwach bewegt wird. Über dem Gehirn ist aber immer noch etwas glasiges Gewebe sichtbar.

24 Stunden später werden die Bewegungen des Tieres koordinierter und kräftiger. Es fällt auf, daß ein gelegentlicher Ortswechsel durch normal anmutende Schwimmbewegungen vorgenommen wird. Der *Protopterus dolloi* reckt zum regelmäßigen Luftholen den Kopf alle 20 Minuten hoch.

Nach weiteren 24 Stunden ist der Fisch wieder völlig normal in seinem Benehmen. Er kommt in ein Aquarium mit normalhohem Wasserstand. Das Hochschwimmen an den Wasserspiegel zur Atmung scheint für das Tier keine besondere Anstrengung mehr zu sein.

6 Tage nach der Freilegung beginnt die Nahrungsaufnahme. Der Lungenfisch frißt zwei Regenwürmer.

D. Der Hauptversuch

Der Hauptversuch wurde am 10. Dezember 1957 in die Wege geleitet, indem der betreffende *Protopterus dolloi* und der betreffende *Protopterus aethiopicus* jeder in ein mit Schlamm gefülltes Akkumulatorenglas mit 6 cm hohem überstehendem Wasser kommen.

▶

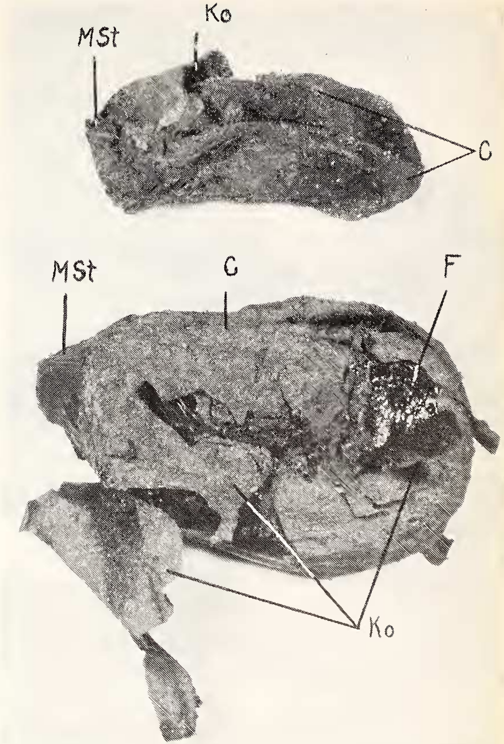
Abb. 5: Teil des Atemkanals (AR) von *Protopterus aethiopicus* im trockenen Schlamm am Ende des Hauptversuches nach 163 Tagen, nachdem weitere periphere Teile des Schlammklumpens abgesprengt wurden.
Abb. 6: Die an einer Stelle etwas eingerissene papierdünne Zystenhülle wird mit der Pinzette vorsichtig vom eingeerdeten *Protopterus aethiopicus* abgehoben.
Abb. 7: Die Zysten von *Protopterus dolloi* (oben) und *Protopterus authiopicus* (unten) nach ihrer vollständigen Freilegung aus dem trockenen Schlamm.
C = nicht beschädigte Teile der Zystenhüllen; Ko = durch die gewaltsame Absprengung von verbackenen Schlammteilen etwas zerrissene Stücke der Zystenhüllen; Blick auf den mattglänzenden Überzug (Firnis) an einer Stelle (Fenster), an der die zerrissene Zystenmembran hochgeklappt wurde; MSt = Mundstück der Zysten.



5

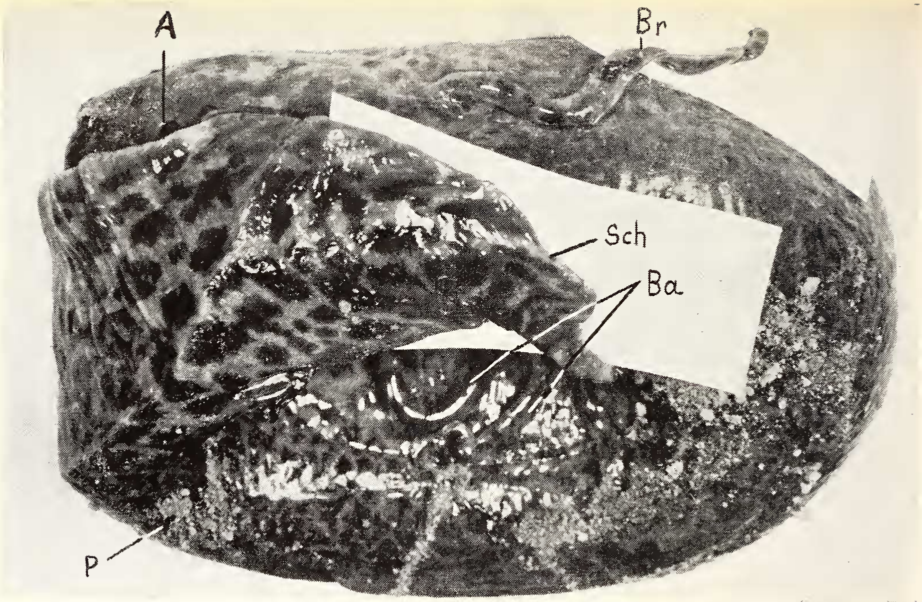


6



7

8



9

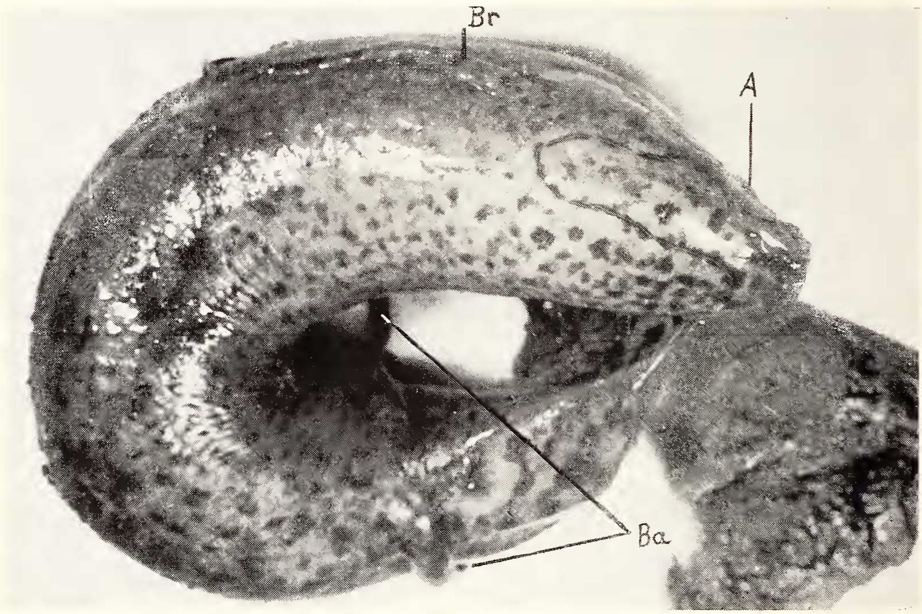


Abb. 8: Blick auf die dorsale Körperseite von *Protopterus aethiopicus* im Zustand der noch völligen Lethargie unmittelbar nach der Entfernung aus der Zystenhülle.
A = Auge mit klargebliebener Differenzierung von Iris und Pupille; Br = rechtes Brustflossenfilament, distal vom Körper abgehoben mit untergeschobenem weißem Papierstreifen zur besseren Abhebung; Ba = Bauchflossenfilamente durch den glänzenden Firnis noch mit der Körperoberfläche verbunden; Sch = etwas angehobenes Schwanzblatt mit untergeschobenem weißem Papierstreifen; P = trockene Schlammteilchen, die durch die Manipulationen der Entfernung der Zystenhülle dem klebrigen Firnis anhaften.

Abb. 9: Blick auf die ventrale Körperseite von *Protopterus aethiopicus* im Zustand der noch völligen Lethargie unmittelbar nach der Entfernung der Zystenhülle.
A = Auge; Br = rechtes Brustflossenfilament durch den glänzenden Firnis noch mit der Körperoberfläche verbunden; Ba = Bauchflossenfilamente.

Beide Tiere halten sich ziemlich ruhig in ihren Gläsern auf. Sie machen vorerst keine Anstalten, im Schlamm zu wühlen. An diesem Tage liegt der *P. dolloi* meist bewegungslos auf dem Schlamm, macht jedoch ganz gelegentlich einige Bewegungen, um sich ganz oberflächlich in den Schlamm einzuwühlen. Der *P. aethiopicus* liegt an diesem Tage leicht kommaförmig gebogen etwas im Schlamm und reckt sich von Zeit zu Zeit hoch, um an der Wasseroberfläche Luft einzuatmen.

Am nächsten Tage wird der Wasserspiegel auf 4 cm abgesogen und bleibt so zwei Tage unverändert. Erst am 14. Dezember wird der Wasserstand wiederum um einen Zentimeter verringert.

Der *P. dolloi* macht immer noch keine intensiven Anstalten, sich einzugraben. Er liegt vielmehr ziemlich inaktiv auf dem Schlamm, während der *P. aethiopicus* durch seine kommaförmige Lage ganz flach in der obersten Schlammschicht bedingt hier ein Loch hat entstehen lassen, in das er sich jedesmal nach dem Hochrecken zur Atmung wieder zurückzieht.

Am 17. Dezember wird dann der Wasserspiegel bis auf 2 cm abgesenkt. Beide Tiere zeigen keine Veränderung ihres bisherigen Verhaltens; sie machen nicht den Eindruck, durch das fallende Wasser irgendwie beunruhigt zu sein. Am nächsten Tag wird der Wasserspiegel auf 1 cm abgesenkt, und am folgenden Tag wird festgestellt, daß bei diesem niedrigen Wasserstand der *P. dolloi* nun auch kommaförmig in der obersten Schlammschicht steckt und zum Atmen sich daraus hochreckt.

Am 21. Dezember wird der Wasserstand auf ½ cm herabgesetzt, und am 24. Dezember mittags wird das restliche Wasser abgesogen. Beide Tiere ziehen sich dabei unter Hinterlassung eines mehr oder weniger deutlich sichtbaren Atemkanaleinganges in den Schlamm hinein. Sie werden auch dann nicht mehr gesehen, nachdem auch das wenige Wasser, das sich im Atemkanal ansammelt, ganz vorsichtig mit einer Pipette abgesaugt wird. Von Mitte Januar 1958 ab beginnt der Schlamm unter Trockenrißbildungen an der Oberfläche in beiden Akkumulatorengläsern auszutrocknen.

Am 4. Juni werden die beiden Akkumulatorengläser aus den Gestellaquarien herausgenommen, und es wird als erstes die Schlammoberfläche in den beiden Gläsern photographiert (s. Abb. 2).

Wie gesagt, liegen die beiden Protopteriden insgesamt 163 Tage im Schlamm. Dementsprechend ist dieser, wie sich nach dem Wegsprengen der Glaswände auch deutlich zeigt, durch und durch trocken und fest verbacken. Bis auf einige sofort abbröckelnde Bruchstücke, hervorgerufen durch die Trockenrisse, kann der Schlammklumpen als Ganzes in die Hand genommen werden. Das Stück mit dem *P. dolloi* wird nun vorsichtig so zerschlagen, daß ein Teil des Atemkanals und auf dem Grund des trockenen Schlammes der Liegeplatz des Tieres sichtbar wird.

Der *P. dolloi* hat sich wiederum, wie erwartet, in der typischen, oberflächengünstigen Form aufgerollt und hier im trockenen Schlamm eine komplette Zystenhülle mit Mundstück gebildet (Abb. 3 und Abb. 7).

Ich vermute, daß die Zystenhülle der Protopteriden — bedingt durch starke Sezernierung von Schleim an allen Stellen des Körpers nicht nur kurz vor dem Einerden, sondern stark nachdem die Tiere in den Schlamm eingedrungen sind — ohne weiteres Zutun des Tieres ganz allgemein dann zu festen, papierartigen Hüllen wird, wenn der Schlamm restlos austrocknet, und daß dieser Prozeß dann, wenn der Schlamm restlos trocken ist, abgeschlossen ist. Es bildet sich dann nur noch jener feine Firnis direkt auf dem Körper, von dem schon gesprochen wurde.

Der in der Tiefe des Schlammbrockens aufgerollt und enzystiert liegende *P. dolloi* war tot. Nach eingehender Prüfung stelle ich aber fest, daß das Tier und die Zystenhülle (durch das gewaltsame Öffnen des Erdbrockens wird sie ein klein wenig eingerissen) kaum geschrumpft sind und daß noch fast keine gewebliche Zersetzung um sich gegriffen hat. Hieraus kann eindeutig geschlossen werden, daß dieser *P. dolloi* erst wenige Tage vor der Freilegung eingegangen ist.

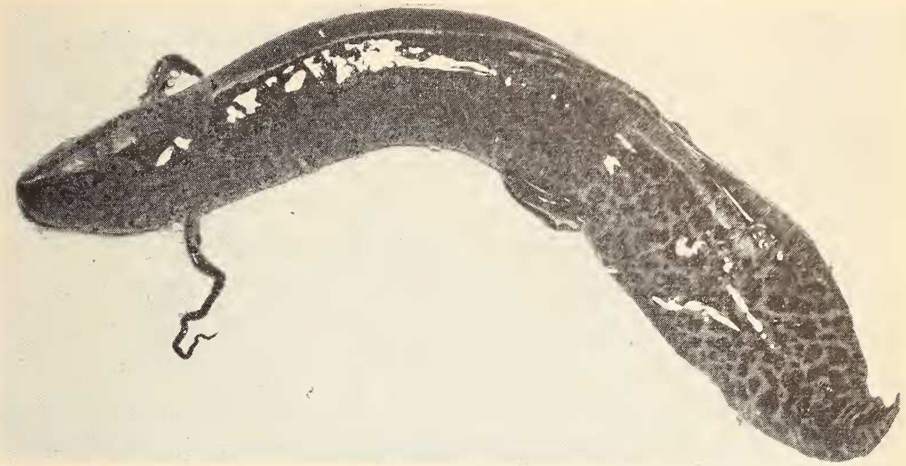
Man wird annehmen dürfen, daß auch in der freien Natur ein geringer Prozentsatz der afrikanischen Protopteriden die lange Enzystierungszeit aus inneren Ursachen nicht lebend übersteht.

Das Tier hat die lange Zeit der Enzystierung, die natürlich eine Zeit der besonderen Beanspruchung und der Aufzehrung der Reserven ist, nicht durchgehalten, weil es ein Individuum von sehr schlechter Konstitution schon vor der Einerdung war. Das Sterben dieses sehr schlecht genährten Exemplares erst am Ende einer fast halbjährigen Enzystierung unter vorheriger typischer Aufrollung und Bildung einer kompletten Zyste mit Mundstück zeigt deutlich, daß auch die Spezies *Protopterus dolloi* genauso wie die übrigen afrikanischen *Protopterus*-Arten im Bedarfsfalle im enzystierten Zustand eine völlige Austrocknung des Biotops überstehen kann.

Die Abbildungen 5 bis 8 demonstrieren deutlich die Lage der beiden Zysten am Boden des trockenen Schlammes. Die Abbildungen sprechen für sich, und es erübrigt sich, hierzu weitere Ausführungen zu machen.

Die Zysten werden dann vorsichtig aus den Schlammbrocken befreit (Abb. 9), wobei es sich nicht vermeiden läßt, daß die Zystenhülle an einigen Stellen geringfügig einreißt, so daß dort etwas von dem Lungenfischkörper mit seinem mattglänzenden Überzug (Firnis) zu sehen ist.

Die Zystenhülle scheint mindestens bei ihrer Entstehung sehr klebrig zu sein, denn man sieht deutlich, wie an der Außenfläche der Zystenhülle Schlammpartikelchen lückenlos als feine Schicht aneinanderkleben (Abb. 4,



10



11

Abb. 10: *Protopterus aethiopicus* nach der Entfernung aus der Zystenhülle — bis auf die Fähigkeit der Aufnahme atmosphärischer Atemluft — noch ohne die Fähigkeit zu koordinierter Bewegung. Das Tier liegt in flachem Wasser in einer Schale — Schwanzblatt noch kraftlos seitlich weggekippt; Flossenfilamente noch weitgehend schlaff und geknickt.

Abb. 11: Der gleiche *Protopterus aethiopicus* wie in Abbildung 10, 24 Stunden nach der Entfernung aus der Zystenhülle zu koordinierten Bewegungen fähig.

6 und 7), während die Innenfläche der Zystenmembrane frei von Fremdkörpern und zudem ebenfalls mattglänzend ist.

Die Zystenhülle des *Protopterus aethiopicus* wird nun mittels einer Pipette entfernt, und ich schiebe, um ein instruktives Photo machen zu können (s. Abb. 8), unter das vom Körper abgehobene distale Ende des rechten Brustflossenfilaments und unter das Schwanzende ein weißes Papier. Alsdann drehe ich das Tier vorsichtig auf den Rücken. Es verharrt, da es noch vollständig im Stadium der Lethargie ist, auch ohne weiteres in dieser anomalen Lage, so daß auch eine Aufnahme auf die Dorsalseite des Tieres möglich ist (Abb. 9). Hiernach kommt der *P. aethiopicus* in eine Schale mit Wasser von 29^0 C, aber nur so viel, daß der Körper zu zwei Dritteln bedeckt ist. Der *P. aethiopicus* macht, verbunden mit einigen Atembewegungen (Maulöffnen und Einsaugen der Luft), einige ganz matte Streckbewegungen. Das ganze Schwanzblatt des Tieres ist noch leblos und schlaff und hängt daher seitlich umgekippt ins Wasser hinein; auch sind die distalen Enden der Brust- und Bauchflossenfilamente noch ganz leblos und schlaff. Da sie nicht prall und gestrafft sind (vgl. Abb. 10 mit Abb. 11), pendeln sie matt und stark geknickt im flachen Wasser. Dagegen fällt in diesem Zustand unmittelbar nach der Entfernung der Zystenhülle am Auge besonders auf, daß Iris und Pupille von außen her deutlich zu erkennen und scharf voneinander abgesetzt sind.

An einigen Stellen am dorsalen und ventralen Saum des Schwanzblattes ist die Haut schwach verfärbt (heller — Pigmentverlust). Hier wird ein deutlicher Substanzschwund wahrgenommen.

Wie im zweiten Kapitel bereits vermerkt, wog der *Protopterus aethiopicus* vor der Enzystierung bei einer Länge von 245 mm 78 g und 880 mg; nach den 163 Enzystierungstagen wog er dagegen gleich nach der Befreiung aus der Zyste nur noch 59 g und 500 mg; er hatte also fast ein Drittel an Gewicht eingebüßt.

91 Tage nach dem Ende der Enzystierung hatte dieses nach der Enzystierung auch wieder gut fressende Tier den Verlust nicht nur wieder aufgeholt, sondern weit überschritten. Es wog bei einer Länge von 345 mm 184 g und 550 mg. Heute, am 18. Mai 1960, ist dieses Tier in der Enge eines Gestellaquariums von den Ausmaßen $123 \times 44 \times 51$ (Höhe) cm bei einer Länge von 890 mm und einer Dicke von 85 mm (in der Höhe des Ansatzes des dorsalen Flossensaumes) 1.185 g schwer geworden!

24 Stunden nach der Entfernung aus der Zyste ist der *Protopterus aethiopicus* bereits wieder voll funktionsfähig, und der Körper und die Flossenfilamente sind wieder prall und koordinierter Bewegungen fähig (Abb. 11); das Schwanzblatt ist steil aufgerichtet. Die äußeren Kiemenrudimente sind wieder voll durchblutet und heben sich intensiv rot von

der Haut ab. Es zeigt sich nun, daß diese feinen rudimentären Anhangsorgane bei diesem Individuum während der 163 Enzystierungstage keinem (weiteren) Substanzverlust unterworfen waren.

Das Tier kommt noch am gleichen Tage in ein normales Aquarium zurück. Fünf Tage nach der Befreiung nimmt der *P. aethiopicus* wieder Futter auf (Regenwürmer).

E. Ausblick

Johnels und Svensson (1954) betonen mit Nachdruck, daß *Protopterus annectens* im Gegensatz zu anderen Flachwasserfischen zu Beginn der Trockenzeit dem fallenden Wasser nicht folgt, auch wenn er genügend Gelegenheit dazu hat, sondern es vorzieht, sich einzuerden und zu enzystieren. "The fact that the sleeping nests of *Protopterus annectens* are distributed both in the stallow and in the deep parts of the swamp areas, and, indeed, in greater numbers in the shallow parts, indicates that the specimens do not try to follow the receding water at the end of the wet season. On the contrary it seems that, when realizing that the water is decreasing, they start to burrow sleeping nests more or less on the spot."

Protopterus dolloi ist der schlankste aller afrikanischen *Protopterus*-Arten. Er wäre auf Grund seiner Körperproportionen diejenige *Protopterus*-Spezies, die bei plötzlich fallendem Wasser, d. h. im Bedarfsfalle, durch lebhafte Schlängelbewegungen, zielstrebig ausgeführt in Richtung z. B. auf ein benachbartes Flußbett oder eine tiefere Senke, in der das Wasser erhalten bleibt, noch am ehesten in der Lage, aktiv ein Stück über Land zu gehen. Curry-Lindahl (1956) deutet diese Möglichkeit für den etwas plumperen *Protopterus aethiopicus* auch an (p. 483), ohne aber einen direkten Beweis dafür liefern zu können.

Die hier dargestellte Leichtigkeit der experimentellen Enzystierung für *P. dolloi*

a) in einem sehr engen, zwangvollen Akkumulatorenglas,
b) ohne die geringsten Spuren des Irritiertseins bei sukzessivem Absaugen des Wassers,
c) ohne Rücksicht auf die richtige heimatliche Jahreszeit,
d) ohne Rücksicht auf eine gesteigerte oder verminderte wühlende Tätigkeit vor der Enzystierung und
e) ohne Rücksicht auf ein gesteigertes oder vermindertes Freßbedürfnis

deuten jedoch an, daß im Bedarfsfalle auch *Protopterus dolloi* es vorzieht, sich an Ort und Stelle zu enzystieren und nicht durch ein aktives Überlandgehen der Trockenheit auszuweichen sucht.

Davon abgesehen ist aber die vollständige Enzystierungsfähigkeit somit für alle Protopteriden erwiesen. *Protopterus dolloi* im besonderen mag

entweder diejenige Spezies sein, die — wie alle Protopteriden — durch das Vorhandensein der Enzystierungsfähigkeit über eine längere Zeitspanne hinweg für ein Leben im periodisch trockenfallenden Milieu voll prädestiniert ist, den Weg — in Form eines festgefügten Rhythmus — zu diesen weiträumigen, periodisch trockenfallenden Ufer- und Überschwemmungszonen der Tropen aber noch nicht angetreten hat. Sie hält sich vielmehr als typischer Boden- und Flachwasserfisch gewissermaßen im „Vorfeld" dieser Areale in den normalerweise feuchtbleibenden Schlamm- und Morastfeldern auf, wo sie im Extremfalle, bei vollständiger Austrocknung, nicht bis zur nächsten Feucht- oder Wassersenke zielstrebig über Land flieht, sondern sich vielmehr vom Augenblick des definitiven Trockenwerdens des Bodens an mit einer perfekten Zystenhülle umgibt, die sich nicht von der der anderen Protopteriden unterscheidet. Oder aber *Protopterus dolloi* war früher (indem er in noch früheren Zeitläufen die Enzystierungsfähigkeit primär aus dem Freiwasser mitbrachte [7]) oder diese erst sekundär im neuen Milieu erwarb) ein Bewohner der periodisch trockenfallenden tropischen Überschwemmungszonen, zog sich dann aber, möglicherweise im Widerstreit mit anderen ihm überlegenen Nahrungskonkurrenten unter den Fischen, in die nicht trockenfallenden, besonders O_2-ungünstigen und damit auch fisch- und nahrungskonkurrentenarmen Morast- und Schlammfelder zurück, wobei die Enzystierungsfähigkeit erhalten blieb [8]).

Der Enzystierungsablauf als solcher ist aber so konservativ, daß man ihn leicht durch sukzessives Absaugen des Wassers und ohne Rücksicht auf andere besondere Voraussetzungen sichtbar machen und realisieren kann. Der Zwang zu einer gelegentlichen Enzystierung für *P. dolloi* ist jedoch für den Lebensrhythmus dieser Art ohne Bedeutung. Für das betroffene Individuum ist es natürlich eine Zeit der besonderen Beanspruchung; es übersteht diese Zeit, wie auch die anderen *Protopterus*-Arten diese Zeit überstehen, wenn man auch bezweifeln darf, daß ein solcher *P. dolloi* die sich bei dieser Art normalerweise gleich anschließende sexuelle Phase mit ihrem starken Aktivitätsanspruch (denn nach Brien, Poll und Bouillon folgt auf die Niedrigwasserzeit das Laichen der Tiere) sicherlich nicht mitmachen kann.

Bei den anderen Protopteriden sind die Lethargiephase und die sexuelle Phase zeitlich und im Rhythmus voll aufeinander abgestimmt.

So betrachtet, gewinnt der hier geschilderte Nachweis der vollständigen *P.-dolloi*-Enzystierung ein allgemeines ökologisches Interesse.

---

[7]) Das würde allerdings bedeuten, daß eine durch Mutation erworbene Fähigkeit über Generationen hinweg ungenutzt blieb, was, wie schon Kosswig bemerkte, unwahrscheinlich ist.

[8]) Es wäre interessant festzustellen, ob auch die Individuen von *Protopterus aethiopicus* aus den zentralafrikanischen Seen westlich des Großen Grabens sich leicht in der Gefangenschaft experimentell enzystieren.

Zusammenfassung

Die experimentelle Enzystierung von *Protopterus dolloi* und *Protopterus aethiopicus* wird geschildert: Ein Vorversuch von 22 Tagen an einem *P. dolloi* in feuchtem Schlamm; an diesen schließt sich der Hauptversuch an einem *P. dolloi* und einem *P. aethiopicus* (dieser als Parallelversuch) über 163 Tage im trockenen Schlamm. Die Art und Weise, wie die Tiere in den Schlamm eindringen, wird im einzelnen dargestellt; desgleichen wird über den Zustand der enzystierten Tiere am Ende der Enzystierungszeit berichtet. Die ersten Reaktionen des aus dem feuchten Schlamm befreiten *P. dolloi* des Vorversuches und die ersten Reaktionen des *P. aethiopicus* aus dem Hauptversuch werden aufgezeichnet.

Einige ökologische Bemerkungen über *Protopterus dolloi* schließen sich an.

Literatur

Blanc, M., F. D'Aubenton et Y. Plessis (1956): Mission M. Blanc-F. D'Aubenton (1954) IV. Étude de l'enkysement de *Protopterus annectens* (Owen 1839). Bull. Inst. Franc. Afrique Noire, Tome 18, Ser. A, No. 3, p. 843-854.

Brien, P. (1938): La plaine du Kamolondo, son aspect naturel, sa faune, ses feux de brousse. Ann. Soc. Roy. Zool. Belge, Bd. 69.

Brien, P., M. Poll et J. Bouillion Ethologie de la Reproduction du *Protopterus dolloi* (Boulenger), XVth Internat. Congr. Zool., Sec. I, Pap. 20.

Budgett, J. S. (1901): On the Breeding-habits of some West-African Fishes, with an Account of the External Feature in Development of *Protopterus annectens*, and a Description of the Larva of *Polypterus lapradei*. Trans. Zool. Soc. London, 16, p. 115-136.

Curry-Lindahl, K. (1954): Fiskar vid ekvatorn. Fauna och Flora, 49, p. 77-87.

— (1956): On the ecology, feeding behaviour and territoriality of the African Lungfish, *Protopterus aethiopicus* Heckel. Ark. för Zool., 9, p. 479-497.

Gray, J. E. (1856): Observations on a Living African *Lepidosiren* in the Crystal Palace. Proc. Zool. Soc. London, Part. XXIV, p. 342-347.

Greenwood, P. H. (1955): The Fishes of Uganda. — I. Uganda Journ., Vol. 19, No. 2, Kap. über Fam. *Lepidosirenidae*, p. 148-151.

— (1958): Reproduction in the East African Lung-Fish *Protopterus aethiopicus* Heckel. Proc. Zool. Soc. Vol. 130, Part. 4, p. 547-567.

Heuglin, M. Th. v. (1869): Reise in das Gebiet des Weißen Nils und seiner westlichen Zuflüsse in den Jahren 1862-1864. Leipzig.

Jackson, F. J. (1916): African Lung Fish. East African Uganda Nat. Hist. Soc., No. 9.

Johnels, A. G. and S. O. Svensson (1954): On the Biology of *Protopterus annectens* (Owen). Ark. för Zool., Ser. 2, Bd. 7, Nr. 7, p. 131-164 (siehe dort weitere Literatur über die Dipnoidea).

Krauss (1864): Über einen lebendigen Lungenfisch (*Lepidosiren annectens* Owen). Jahresh. Vereins vaterl. Naturkd. Württemberg, Jahrg. 20, H. 2/3. p. 126-133.

Lüling, K. H. (1959): Einige Notizen über afrikanische Protopteriden. Die Aqu.- u. Terr.-Zeitschr. (DATZ), 12. Jahrg., H. 1, p. 12-14, und H. 2, p. 44-46.

McDonnel, R. (1859): Notiz über *Lepidosiren annectens*. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. X, p. 409-411.

Nichols, J. T. and L. Griscom (1917): Fresh-Water Fishes of the Congo Basin obtained by the American Museum Congo Expedition, 1909-1915. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., Vol. 37, p. 653-760.

Percy R. C., H. E. Percy and M. W. Ridley (1953): The Water-Hols at Ijara Northern Province, Kenya. Journ. East Afr. Nat. Hist. Soc., Vol. 22, Nos. 1 (93), p. 2-14.

Pitman, C. R. S. (1956): Aestivating *Protopterus*. The Uganda Journ., Vol. 20, No. 1, p. 99.

Poll, M. (1938): Poissons du Katanga (bassin du Congo) récoltés par le professeur Paul Brien. Rev. Zool. Bot. Africaines, Vol. 30, Fasc. 4, Kap. über Fam. Lepidosirenidae, p. 390-398.

— (1954): Zoogéographie des Protoptères et des Polyptères. Bull Soc. Zool. France, Tome LXXIX, No. 4, p. 282-289.

Poll, M. et H. Damas (1939): Exploration du Parc National Albert. Mission H. Damas (1935-1936), 6, Bruxelles.

Smith, H. W. (1930): Metabolism of the lung-fish, *Protopterus aethiopicus*. Journ. Biol. Chem. Baltimore, 88, p. 97-130.

— (1931): Observations on the African Lung-Fish, *Protopterus aethiopicus*, and on Evolution from Water to Land Environment. Ecology, Vol. XII, p. 164-181.

— (1939): The Lungfish. Nat. Hist. (Magazin Amer. Mus. Nat. Hist.), Vol. XLIV, p. 224-225.

Stuhlmann, Fr. (1889): Zweiter Bericht über eine mit Unterstützung der Königlichen Akademie der Wissenschaften nach Ostafrika unternommene Reise. Sitzungsber. königl. preuß. Akad. Wiss. Berlin, p. 645-660.

Trewavas, E. (1954): The presence in Africa East of the Rift Valleys of two species of *Protopterus*, *P. annectens* and *P. amphibius*. Ann. Mus. Congo Tervuren, in — 4°, Zool. 1, Misc. Zool. H. Schouteden, p. 83-100.

Walter, G. (1889): Über die Schalenhäute des *Protopterus annectens*. Zeitschr. Physiol. Chemie, Bd. 13, p. 464-476.

Wiedersheim, R. (1887): Zur Biologie von *Protopterus*. Anatom. Anz., Jahrgang 2, p. 707-713.